УДК 595.792.23:591.53

ОСОБЕННОСТИ КОРМОВЫХ СВЯЗЕЙ ХАЛЬЦИД СЕМЕЙСТВА EURYTOMIDAE (HYMENOPTERA, CHALCIDOIDEA)

М. Д. Зерова

(Институт зоологии АН УССР)

Исследование экологии, в первую очередь кормовых связей хальцид семейства Eurytomidae позволяет обнаружить некоторые закономерности экологической специализации семейства, которые будут рассмотрены в данной статье.

Надсемейство Chalcidoidea (хальциды) объединяет большую группу мелких паразитических перепончатокрылых (свыше 10 тыс. видов в мировой фауне). Однако во многих семействах хальцид зарегистрированы и отдельные случаи фитофагии. Согласно современным представлениям (Никольская, 1956), фитофагия возникла в различных семействах хальцид независимо, в разное время и является вторичным явлением в пределах группы, ведущей начало от ветви паразитических перепончатокрылых. По характеру кормовых связей эуритомиды занимают среди хальцид особое место. Для семейства характерно громадное разнообразие кормовых связей, причем фитофагия здесь не является исключением, а свойственна десяткам видов. Кроме того, в семействе многочисленны паразиты и формы со смешанным питанием. В СССР семейство представлено четырьмя подсемействами: Rileyinae—наружные паразиты яиц кузнечиков (один вид); Harmolitinae — фитофаги в стеблях злаков (около 70 видов) Eurytominae — частично фитофаги (около 50 видов), частично паразиты (около 80 видов), частично формы со смешанным питанием (около 30 видов); Eudecatominae — паразиты галлообразователей (около 10 видов) *.

Характерной особенностью экологии всех видов семейства является тесная связь с растениями. У растительноядных видов эта связь вообще является абсолютной, но и почти все паразитические виды развиваются за счет насекомых, живущих не открыто, а в тканях растений, либо в галлах, либо внутри стеблей, плодов или семян. Анализ кормовых связей эуритомид позволяет наметить в семействе несколько различных тенденций экологической специализации.

Ф и т о ф а г и. Растительноядные формы среди эуритомид известны давно (Курдюмов, 1912; Римский-Корсаков, 1914; Hedicke, 1920). Сюда относится прежде всего подсемейство Harmolitinae, представленное фитофагами в стеблях злаков (Gramineae). В. В. Гуссаковский (Родд, Гуссаковский, Антова, 1933), М. Н. Никольская (1952), Л. И. Федосеева (1958) увеличили список эуритомид-фитофагов, добавив к нему ряд семеедов бобовых (Leguminosae), зонтичных (Umbelliferae), розоцветных (Rosaceae) и некоторых видов сумаховых (Anacardiaceae). Автор статьи, исследуя фауну и экологию эуритомид, обнаружила фитофагов еще на многих бобовых и зонтичных (Зерова, 1969; 1970а, б, в, г), семеедов из рода *Systole* — в семенах многих видов сем. губоцветных (Labiatae),

* На основании материалов по эуритомидам, хранящимся в Институте зоологии АН УССР и Зоологическом институте АН СССР.

ранее вообще не известных в числе хозяев эуритомид, а семеедов из рода *Eurytoma* на молочайных — Euphorbiaceae (Зерова, 1968; 1970д). Интересны находки растительноядных эуритомид в США в семенах лилейных — Liliaceae (Burks, 1957) и в ветвях американских сосен — *Pinus* (Bugbee, 1961, 1962). Растительноядных форм в семействе оказалось намного больше, чем предполагалось ранее: их уже известно не менее 100. К числу хозяев растительноядных эуритомид принадлежат злаки (свыше 50 видов), розоцветные (10 видов), бобовые (около 30 видов), зонтичные (около 20 видов), губоцветные, молочайные, хвойные (Coniferae) и из сем. сумаховых фисташка (*Pistacia*) и рус (*Rhus*). Таким образом, кормовые связи видов семейства с растениями обширны и многообразны.

Характерной особенностью кормовых связей растительноядных эуритомид является ярко выраженная монофагия. К олигофагам, притом узким, можно отнести небольшое число видов, развивающихся на близких видах одного рода растений. Например, среди хозяев люцернового семееда зарегистрировано пять близких видов рода люцерна (*Medicago*). Подавляющее же большинство видов приспособлено к развитию только на одном виде растения. Эта приспособленность выражается и в соответствии фенологии насекомого фенологии кормового растения, и в ряде морфологических особенностей насекомого (строение ротового аппарата личинок, строение стилетов яйцеклада и брюшка у самок). Кроме того, всем растительноядным видам эуритомид свойственна, очевидно, физиологическая адаптация к своим кормовым растениям.

Анализ кормовых связей в сочетании со сравнительным анализом морфологических признаков насекомых показывает, что растения-хозяева играли выдающуюся роль в эволюции растительноядных видов эуритомид. Более того, удается наметить пути видовой дифференциации эуритомид в связи с их кормовыми растениями. Прежде всего, обращает на себя внимание тот факт, что для близких видов растительноядных эуритомид характерно филогенетическое родство их растений-хозяев. Например, комплекс очень близких видов рода *Eurytoma* (*Eurytoma schreineri* Schr., *E. amygdoli* End., *E. maslovskii* Nik., *E. samsonovi* Vas.) развивается в костянках близких видов подсемейства сливовых (Prunoideae): несколько видов сливы (*Prunus*), миндаль (*Amygdalus*), абрикос (*Armeniac*). Около десяти видов рода *Bruchophagus* близких к *B. gibbus* Boh., связаны с группой близких родов бобовых: клевер (*Trifolium*), люцерна (*Medicago*), пажитник (*Trigonella*) лядвенец (*Lotus*), астрагал (*Astragalus*), подковник (*Hippocrepis*), дорикниум (*Doricnium*). Особенно наглядно проявляется эта закономерность у злаковых фитофагов из подсемейства Harmolitinae группы близких видов которого распространились во многих случаях на разные виды одного рода злаков (Зерова, 1967). Эти факты подтверждают приводимые многими авторами данные, свидетельствующие о том, что кормовые связи у насекомых расширяются, как правило, за счет родственных пищевых субстратов, в результате чего возникают пищевые адаптации к новым хозяевам (Кожанчиков, 1941, 1956; Смирнов и Чувахина, 1952; Шапошников, 1967; Birch, 1944). Этими авторами на примерах из многих групп насекомых установлено возникновение новых пищевых форм с последующими морфологическими изменениями у них.

У эуритомид также можно проследить связь между сменой хозяев и процессом видовой дифференциации. Особенно наглядным является пример видов *Tetramesa linearis* Wlk., *T. rossica* Rim.-Kors. и *T. tritici* Fitch., первый из которых развивается на пырее ползучем (*Agropyrum repens*), второй — на ржи (*Secale*), третий — на пшенице (*Triticum*). Все три вида насекомых морфологически очень близки и характе-

ризуются рядом трансгрессирующих признаков. Очень сходны по форме и галлы этих видов. Рожь и пшеница генетически очень близки пырею. Это, очевидно, и могло послужить в прошлом предпосылкой возможности перехода изозом, развивавшихся ранее на пырее, на окультуренные злаки указанных родов. В связи с этим можно предполагать, что адаптация к новым хозяевам явилась одним из вероятных путей дивергенции видов растительноядных эуритомид.

Однако пути, по которым шла дифференциация видов эуритомид в связи с их кормовыми растениями, были различными. В приведенном выше случае, судя по всему, мы имеем пример симпатрического видообразования. М. Н. Никольская (1945) проследила пути дифференциации видов эуритомид в связи с географическим распространением их кормовых растений. Примером послужила группа близких видов рода *Eurytoma*, развивающихся в костянках представителей подсемейства Prunoideae (слива, терн, миндаль). Исходным кормовым растением в данном случае считается терн (*Prunus spinosa*), с которого в местах, где смыкаются ареалы растений-хозяев, семеед перешел на другие виды Prunoideae. Это — случай аллопатрического видообразования. В обоих приведенных примерах основной предпосылкой дивергенции видов эуритомид являются растения-хозяева.

Удается наметить также пути эволюции отдельных родов растительноядных эуритомид в связи с эволюцией их растений-хозяев. Интересный пример в этом отношении представляет подсемейство Harmolitinae. Здесь в роде *Tetramesa* наиболее примитивные, малоспециализированные виды *Tetramesa romana, T. phragmitis, T. bambusae, T. phyllostachitis* связаны с наиболее древними, многотычинковыми злаками родов арундо (*Arundo*), тростник (*Phragmites*), бамбук (*Phyllostachis*). Более специализированные виды рода *Tetramesa* развиваются на злаках более позднего происхождения (виды родов пырей — *Agropyrum*, овсяница — *Festuca*, костер — *Bromus*, зерна — *Zerna*, полевица — *Agrostis*, ковыль — *Stipa*). А представители рода *Philachyra*, наиболее специализированного в подсемействе Harmolitinae, связаны со злаками позднейшего происхождения — с хлебными злаками. Это свидетельствует о сопряженной эволюции растительноядных видов эуритомид и их растений-хозяев.

Возможен, очевидно, и иной путь распространения растительноядных видов эуритомид на определенные группы растений. В частности это касается семеедов из рода *Bruchophagus* филогенетически самого молодого в семействе эуритомид, содержащего преимущественно семеедов бобовых. Здесь все виды находятся на одном уровне морфологической и экологической специализации, и кормовые связи их складывались, по всей вероятности, примерно в одно время в результате адаптивной радиации представителей рода на близкие виды хозяев.

При изучении кормовых связей растительноядных эуритомид выясняется факт существования среди них биологических видов. В семействе многочисленны виды, перекрывающиеся по всем морфологическим признакам, но четко различающиеся экологически: они развиваются на разных растениях, имеют различное количество поколений в году, различную суточную динамику. Примером являются такие виды-двойники, как *Tetramesa hyalipennis* W l k. и *T. maritimum* H e d. (Bailey, 1967), *Bruchophagus coluteae* B č k. и *B. robiniae* Z e r. (Зерова, 1970в). Очень интересен в этой связи комплекс форм, объединяемых в один вид *Bruchophagus astragali* F e d. Они вылетают из семян различных видов астрагала, имеют различную фенологию, но по морфологическим признакам разделить их пока не удается. Даже для вполне самостоятельных видов рода *Bruchophagus* характерно большое количество трансгресси-

рующих признаков. Общеизвестно смешение трех видов — *Bruchophagus gibbus, B. roddi, B. kolobovae*, долгое время существовавших под названием клеверного, или люцернового, семееда (*B. gibbus* Boh.), — пока экспериментально не была доказана их самостоятельность (Колобова, 1950; Федосеева, 1956, 1958).

Наличие среди эуритомид большого числа биологических видов, морфологически плохо различимых, свидетельствует, по-видимому, о том, что расширение кормовых связей и освоение новых хозяев продолжается и в настоящее время. Таким образом, эволюционные возможности семейства, очевидно, еще далеко не исчерпаны.

Паразитические виды. Эуритомиды являются паразитами многих групп насекомых: стеблевых кузнечиков, пилильщиков, орехотворок, некоторых пчелиных, бабочек, галлиц, мух-пестрокрылок, жуков-короедов, жуков-лубоедов, долгоносиков, браконид, некоторых хальцид. В целом количество паразитических видов также близко к 100, что составляет примерно половину всех видов семейства.

Общая закономерность паразитизма эуритомид — их паразитирование на насекомых, развивающихся в тканях растений. Исключение составляют всего несколько видов, паразитирующие в коконах браконид (как вторичные паразиты). Анализируя кормовые связи паразитических видов родов *Eurytoma, Nikanoria, Eudecatoma*, удалось проследить две параллельно развивающиеся тенденции специализации к хозяевам. В одном случае паразиты, представляющие собой группу родственных видов, развиваются на филогенетически близких видах или группах насекомых. Например, все известные виды рода *Nikanoria* связаны только с галлицами. На жуках-короедах развивается группа близких видов из рода *Eurytoma* (*E. morio, E. arctica, E. blastophagi*). Очень близкие виды *Eurytoma curta, E. tristis, E. robusta* паразитируют на близких видах мух-пестрокрылок. Очень интересен пример паразитирования большой группы видов из рода *Eurytoma* на видах рода *Tetramesa*, развивающихся в злаках, где каждому виду изозом соответствует «свой» монофаг из рода *Eurytoma*. Здесь имеет место тот же параллелизм в развитии паразитов и хозяев, что описан выше — при анализе кормовых связей растительноядных эуритомид. Эти факты перекликаются с данными работ по многим группам паразитических насекомых (Козлов, 1970; Mackauer, 1961, 1965, 1967) и свидетельствуют о сопряженности эволюции паразитов и их хозяев.

Другая группа паразитических видов эуритомид осваивает круг хозяев, близких не систематически, а экологически. Например, галлообразователей из различных отрядов насекомых, но обитающих в одних условиях — либо на травянистой, либо на древесной растительности и пр. Часто близкие виды развиваются на представителях таких групп насекомых, которые не только систематически далеки, но и филогенетический возраст которых очень различен. Так, *Eurytoma dentata* Mayr, развивается на галлицах в цветках бобовых, а близкий вид — *E. curculionum* Mayr — на долгоносиках в цветках колокольчиков (*Campanula*). Более десяти видов из рода *Eudecatoma* паразитируют на галлообразователях, к числу которых относятся представители отрядов Diptera и Hymenoptera.

Среди энтомофагов этой группы распространена также полифагия, в общем совершенно не характерная для эуритомид. Причем в круг хозяев одного и того же энтомофага попадают виды, систематически далекие но развивающиеся в сходных экологических условиях. *Eurytoma setigera*, например, паразитирует на трех видах орехотворок и на фисташковом семееде (хальциды). Таким образом, в перечисленных случаях хозяевами являются насекомые — представители одной и той же экологической

ниши. Например, группа близких видов рода *Eurytoma* паразитирует на галлообразователях в стеблях травянистых растений, каковыми являются орехотворки и галлицы, а также мухи-пестрокрылки, развивающиеся в головках сложноцветных, по форме своей отдаленно напоминающих галлы. Интересны аналогии и среди хальцид других семейств. Виды экологически очень близкого к эуритомидам семейства Torymidae также паразитируют на галлообразователях из различных отрядов насекомых. Определенную аналогию находим даже в семействе Encyrtidae (Tachikawa, 1970), филогенетически весьма далеком эуритомидам. Виды этого семейства развиваются преимущественно за счет кокцид, реже — тлей, нимф листоблошек, яиц некоторых насекомых и даже нимф иксодовых клещей. Таким образом, специализация семейства шла в направлении выбора для яйцекладки малоподвижных и сравнительно небольших объектов. В результате среди хозяев энциртид оказались не только представители различных отрядов насекомых, но и насекомые с полным и неполным превращением, и вообще представители другого класса членистоногих — паукообразных. Аналогичные примеры многочисленны и среди паразитических Hymenoptera других групп. Они определяются предложенным М. А. Козловым (1970а) термином «морфотипическая специализация наездников».

Таким образом, хозяинно-паразитные отношения весьма многообразны не только в семействе Eurytomidae, но и в других группах паразитических перепончатокрылых. Развитие и становление паразитических перепончатокрылых происходило в то время, когда другие отряды насекомых в основном уже сформировались (Малышев, 1966). Поэтому пути адаптации паразитов к хозяевам были очень различны. Там, где связи паразитов устанавливались с прогрессивно развивающимися группами насекомых, для которых было характерно бурное формообразование, могло происходить сопряженное развитие хозяев и их паразитов. Там же, где связи паразитов устанавливались с более консервативными группами, часто использовались хозяева, обитающие в сходных экологических условиях, но систематически нередко очень далекие.

Выводы

Исследование кормовых связей эуритомид свидетельствует о необычайной биологической пластичности видов этого семейства, ставшей предпосылкой громадного разнообразия экологических приспособлений и эволюционных тенденций.

Для растительноядных форм характерна глубокая зависимость от растений-хозяев, что в конечном счете определяет пути развития отдельных групп эуритомид-фитофагов.

Для паразитических видов характерны две основные тенденции экологической специализации, отвечающие понятиям: филогенетическая специализация и морфотипическая, когда хозяевами являются группы насекомых систематически далекие, но обитающие в сходных образованиях и в одних и тех же экологических условиях.

ЛИТЕРАТУРА

Зерова М. Д. 1967. О видах рода *Tetramesa* Wlk. в фауне Украины (Hymenoptera, Eurytomidae). Вестн. зоол., № 3.

Её же. 1968. Новые виды рода *Systole* Wlk. (Hymenoptera, Eurytomidae) из семян *Salvia* sp. Вестн. зоол., № 4.

Её же. 1969. Новий вид насіннъоїда з роду Bruchophagus Ashm. (Hymenoptera, Eurytomidae). ДАН УРСР, № 7.

Её же. 1970а. Новый вид рода *Systole* Wlk. (Hym. Eurytomidae) с юга СССР. Вестн. зоол., № 3.
Её же. 1970б. Нові види хальцид родини Eurytomidae з півдня України. ДАН УРСР, № 9.
Её же. 1970в. Новый вид рода *Bruchophagus* Ashm. (Hym. Eurytomidae) с юга СССР. Вестн. зоол., № 5.
Её же. 1970г. Новые виды хальцид семейства Eurytomidae из Средней Азии. Зоол. журн., т. XLIX, № 3.
Её же. 1970д. Евритома молочаєва—новий вид з роду Eurytoma illiger (Hymenoptera, Eurytomidae). Зб. праць Зоомузею АН УРСР, № 34.
Кожанчиков И. В. 1941. Об условиях смены кормовых растений у дендрофильных насекомых. Зоол. журн., т. XX, № 3.
Его же. 1956. К познанию биологических форм и биологических видов у насекомых. Зоол. журн., т. XXXV, № 5.
Козлов М. А. 1970. Основные типы специализации наездников (Hymenoptera, Parasitica) к хозяевам. Тез. докл. отч. сессии ЗИН АН СССР за 1969 г.
Его же. 1970а. Морфотипическая специализация наездников (Hymenoptera, Parasitica) к хозяевам. Энтом. обозр., т. XLIX, № 2.
Колобова А. Н. 1950. Клеверная и люцерновая расы семееда Bruchophagus gibbus Boh. (Hym. Eurytomidae). Энтом. обозр., т. XXXI, № 1—2.
Курдюмов Н. В. 1912. Новый семеед на клевере. Энтом. вестн., I (1).
Малышев С. И. 1966. Становление перепончатокрылых и фазы их эволюции. М.-Л.
Никольская М. Н. 1945. Эволюция видов Eurytoma Ill. (Hymenoptera, Chalcididae) в связи с географическим распространением их кормовых растений из подсем. Prunбideae. ДАН СССР, т. XLVIII, № 8.
Её же. 1952. Хальциды фауны СССР. М.-Л.
Её же. 1956. Хальциды-семееды фауны СССР и роль фитофагии в эволюции группы (Hymenoptera, Chalcidoidea). Энтом. обозр., т. XXXV, № 3.
Римский-Корсаков М. Н. 1914. Изозомы, вредящие хлебным злакам в России. Тр. Бюро энтом., т. X, № 11.
Родд А. К., Гуссаковский В. В., Антова Ю. К. 1933. Вредители богарных культур в Средней Азии. Ташкент.
Смирнов Е. С. и Чувахина З. Ф. 1952. Возникновение наследственной адаптации к новому кормовому растению у Neomyzus cyrcumplexus Buckt. (Aphidiidae). Зоол. журн., т. XXXI, № 4.
Федосеева Л. И. 1956. Новые виды семеедов Bruchophagus Ashm. (Hymenoptera, Chalcidoidea), развивающиеся на бобовых растениях. ДАН СССР, т. III, № 2.
Её же. 1958. Обзор растительноядных видов Bruchophagus Ashm. (Hymenoptera, Chalcidoidea) в СССР. Зоол. журн., т. XXXVII, № 9.
Шапошников Г. Х. 1967. Эволюция тлей в связи со специализацией и сменой хозяев. Автореф. докт. дисс. Л.
Bailey R. 1967. Sibling species in the Genus Tetramesa Walker (Hymenoptera, Eurytomidae). Entom. Month. Mag., v. 103, № 1.
Birch L. 1944. Two strains of Calandra orysae L. (Coleoptera), Austr. J. Exper. Biol. A. Med. Sci., v. 22, № 4.
Bugbee R. E. 1961. A new spesies of the genus Eurytoma (Hym. Eurytomidae) phytophagous in the buds of Jack Pine (Pinus banksiana). Canad. Entom., v. XCIII, № 1.
Его же. 1962. Two new Phytophagous species and one new parasiting spesiec of the genus Eurytoma (Hym. Eurytomidae). J. Kans. Entom. Soc., v. 35, № 4.
Burks B. D. 1957. A new species Bruchophagus from a Liliaceous plant with host plant list for the Genus. Proc. Entom. Soc. Washington, v. 59, № 6.
Hedicke H. 1920. Beiträge zu einer Monographie der paläarktischen Isosominen. (Hym. Chalc.). Arch. Naturgesch., Bd. 86, Abt. A, H. 11.
Mackauer M. 1961. Die Gattungen der Familie Aphidiidae und ihre verwandschaftliche Zuordnung. (Hym. Ichneumonoidea). Beitr. z. Entomol. Bd. II, № 7/8.
Его же. 1965. Parasitological Data as an Aid in Aphid Classification. Canad. Entom., v. 97, № 10.
Его же. 1967. Wirtsbindung und paralelle Evolution parasitischer Hymenopteren — I. Angew. Parasitol. Jg. 8, H. 1.
Tachikawa T. 1970. A Revised list of the hosts of Encyrtid Genera (Hymenoptera, Chalcidoidea). Trans. shikoku Ent. Soc., v. 10, № 3—4.

Поступила 8.XII 1970 г.

PECULIARITIES OF ALIMENTARY CONNECTIONS OF CHALCIDS OF THE FAMILY EURYTOMIDAE (HYMENOPTERA, CHALCIDOIDEA)

M. D. Zerova

(Institute of Zoology, Academy of Sciences, Ukrainian SSR)

Summary

The article generalizes the results of studying the alimentary connections of chalcids of the family Eurytomidae, as a result of which some regularities are established in the biological specialization of the family. A deep dependence of phytophagous forms on plants-hosts is detected which determines the ways of development of some groups of phytophages. For parasitic species two main tendencies of biological specialization are observed: phylogenetic and morpho-typical specializations.